Über Entwicklung und Lebensweise der Bienengattung Halictus Latr. und ihrer Schmarotzer (Hym.).

Zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte des Bienenstaates.

Von Gerichts-Assessor E. Stöckhert, Starnberg [Oberbayern].

Erster Teil.

Die Biologie der Gattung Halictus Latr.

Vorbemerkung.

Die Gattung *Halictus* Latr. gehört nicht nur in systematischer, sondern auch in biologischer Hinsicht zu den schwierigsten, aber auch interessantesten Bienengattungen. Während wir jedoch über die Systematik wenigstens der mitteleuropäischen Arten durch die zahlreichen, in jüngster Zeit erschienenen Arbeiten von J. D. Alfken-Bremen und P. Blüthgen-Naumburg a. d. Saale ziemlich gut unterrichtet sind, bedürfen die uns vorliegenden biologischen Befunde nach wie vor noch in mannigfacher Beziehung der Ergänzung und Nachprüfung. Zwar haben sich schon seit mehr als hundert Jahren zahlreiche Forscher, insbesondere Walckenaer, Fabre, Pérez, Verhoeff und Friese, eifrig darum bemüht, die Lebensweise einzelner Arten klarzustellen, aber ihre Untersuchungen sind mehr oder weniger lückenhaft und widersprechen sich auch teilweise, sodaß sie nur mit einer gewissen Vorsicht zu gebrauchen sind. Dies gilt vor allem von den drei Hauptfragen der *Halictus*-Biologie: Generationsverhältnisse, Parthenogenese und Verhältnis zwischen *Halictus* und *Sphecodes*.

Als ich im Jahre 1916 begann, mich für die Lebensgewohnheiten von *Halictus* zu interessieren, erkannte ich bald, daß ich nur durch mehrjährige, unausgesetzte Beobachtung der Nistplätze, verbunden mit systematischer Ausgrabung möglichst vieler Nester zu den verschiedenen Jahreszeiten, die erforderliche Klarheit über die strittigen Punkte erhalten könne. Demgemäß benützte

ich auch während der folgenden Jahre jede Gelegenheit, vom Frühjahr bis zum Herbst das Leben und Treiben an den in der Umgebung meines damaligen Wohnortes Erlangen zahlreich vorhandenen *Halictus*-Kolonien eingehender zu beobachten und Hunderte von Nestern auszugraben, zu untersuchen und zu registrieren. Doch untersuchte ich natürlich nur die Nester einiger häufigerer Arten, vor allem von *maculatus* Sm. und *malachurus* K., außerdem auch von *6-cinctus* F., *immarginatus* Schenck, *puncticollis* Mor. und *villosulus* K.; denn da diese sechs Arten Vertreter der wichtigsten Verwandtschaftsgruppen darstellen, so sind die bei ihnen erzielten Befunde geeignet, uns über die Biologie der großen Mehrzahl unserer einheimischen Arten Aufschluß zu geben.

Meine Bemühungen blieben auch nicht ohne Erfolg. Es gelang mir nicht nur, die bisher mehr oder weniger zweifelhaften Entwicklungs- und Lebensverhältnisse der untersuchten Arten und ihrer Schmarotzer hinreichend aufzuklären, sondern gleichzeitig auch eine Reihe von Beobachtungen und Feststellungen allgemeiner Natur zu machen, welche für die Frage der stammesgeschichtlichen Entstehung des Bienen- und Hummelstaates von wesentlicher Bedeutung sind. Hierbei bin ich mir freilich recht wohl bewußt, daß meine Untersuchungen noch in mancher Hinsicht der Ergänzung und hier und da wohl auch der Berichtigung bedürfen; denn die einschlägigen biologischen Fragen sind eben vielfach so verwickelt und undurchsichtig, daß sie nur unter besonders günstigen Umständen mit voller Sicherheit gelöst werden können.

Schließlich erachtete ich es als eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. E. Zander-Erlangen, dem hochverdienten Bienenforscher, für die mir stets in liebenswürdigster Weise, insbesonders durch Vornahme der erforderlichen mühevollen und zeitraubenden mikroskopischen Untersuchungen, gewährte Unterstützung, sowie den Herren Dr. E. Enslin-Fürth i. B., J. D. Alfken-Bremen und P. Blüthgen-Naumburg a. d. Saale für gütige Mitteilung einschlägiger Literatur und sonstige Aufschlüsse aller Art auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Im Nachfolgenden werde ich nun zunächst die Biologie der Gattung *Halictus* selbst näher schildern, während ich über die *Halictus*-Schmarotzer und ihre Lebensgewohnheiten in dem später erscheinenden zweiten Teil dieser Arbeit berichten werde.

I. Die Generationsverhältnisse bei *Halictus*.

Schon seit Smith (1855) sind alle Bienenkenner der übereinstimmenden Ansicht, daß von der im Sommer und Herbst sich entwickelnden *Halictus*-Brut die Männchen nach erfolgter Begattung der Weibchen noch im Herbst absterben, während die Weibchen überwintern und erst im nächsten Frühjahr mit dem Nestbau beginnen; demgemäß sind im Frühjahr nur Weibchen anzutreffen, während die von diesen Weibchen abstammenden Männchen zusammen mit den jungen Weibchen erst im Juni oder noch später erscheinen und bis in den Herbst hinein fliegen. Erst in jüngster Zeit ist nun Armbruster (1916) mit der überraschenden Behauptung aufgetreten, daß die Frühjahrsweibchen (F. W.) nicht identisch seien mit den Herbstweibchen (H. W.), sondern eine besondere, von der zweigeschlechtlichen Herbstgeneration abstammende Frühjahrsgeneration darstellen; diese Frühjahrsgeneration bestehe lediglich aus Weibchen und brächte ohne Befruchtung, also auf parthenogenetischem Wege, wieder die beiden Geschlechter der Herbstgeneration hervor. Armbruster sucht diese völlig neue These eines Generationswechsels zwischen sexueller Herbst- und agamer Frühjahrsgeneration durch lange Flugzeittabellen zu stützen, die er in Ermangelung eigener Beobachtungen (!) nach den Angaben verschiedener anderer Autoren zusammengestellt hat; selbst die entgegenstehenden direkten Beobachtungen so gewissenhafter Forscher, wie Smith, Fabre, Friese und Verhoeff, glaubt er mit seiner papierenen Statistik widerlegen zu können. Es ist wohl ohne Weiteres klar, daß eine solch' oberflächliche Art der Beweisführung auf denkbar schwachen Füßen steht; denn selbstverständlich können derartige schwierige biologische Fragen nicht etwa vom Schreibtisch aus lediglich unter Zuhilfenahme der vorhandenen dürftigen Literatur gelöst werden, sondern ausschließlich auf biologischem Wege, d. h. durch jahrelange, systematisch durchgeführte Beobachtungen in der freien Natur. Fremde Mitteilungen über Flugzeiten der einzelnen Arten sind, auch wenn sie noch so detailliert und gewissenhaft sind, fast ohne jeden Wert, da man aus ihnen nur selten ersehen kann, in welcher Menge, in welcher Verfassung (ob frisch oder abgeflogen) und in welchem Geschlechtsverhältnis die Tiere in den einzelnen Jahreszeiten auftraten. Da überdies die Flugzeiten in den einzelnen Gegenden wegen der verschiedenen klimatischen Verhältnisse mehr oder weniger von einander

abweichen — in Deutschland allein dürfte die Differenz bereits drei bis vier Wochen betragen —, so erscheint es durchaus unzulässig, die sich auf die verschiedensten Gegenden beziehenden Flugzeitangaben einfach in einer Tabelle zu vereinigen und miteinander zu vergleichen.

Angesichts der ungenügenden Beweisführung Armbruster's erscheint es nun wohl keineswegs verwunderlich, daß auch seine oben erwähnte Theorie sich in Wirklichkeit als ein fundamentaler Irrtum darstellt; denn tatsächlich gibt es bei der Gattung *Halictus* weder einen Generationswechsel im Sinne Armbruster's, noch auch einen abweichenden Geschlechtsbestimmungstypus — „*Halictus*-Typus" —, vielmehr gilt auch bei ihr zweifellos die Dzierzon'sche Regel. Nach den Untersuchungen, welche unser hochverdienter Bienenforscher Prof. Dr. Zander-Erlangen auf meinen Wunsch an zahlreichen Herbst- und Frühjahrsweibchen von *Hal. maculatus, malachurus* und *6-cinctus* vornahm, sind die F. W. bis auf ganz vereinzelte Ausnahmen befruchtet, gehören also unbedingt zu den Herbstmännchen, da ja im Frühjahr keine Männchen fliegen, und bilden keinesfalls eine besondere, von der sexuellen Herbstgeneration abstammende agame Generation. Bei den zuweilen, aber nur sehr selten, vorkommenden unbefruchteten F. W. handelt es sich zweifellos um solche Tiere, die sich erst spät im Herbste entwickelt haben, aber wegen ungünstiger Witterung nicht mehr ausfliegen konnten und daher auch nicht begattet wurden; denn die Begattung findet nach meinen Beobachtungen stets außerhalb des Nestes statt, u. zw. sofort beim ersten Ausflug der ♀, wie ich öfters bei *malachurus* feststellen konnte (s. u.). Die von Prof. Dr. Zander untersuchten frischen H. W., die Ende September gefangen wurden und zweifellos im Herbst nicht mehr gebaut hätten, erwiesen sich größtenteils gleichfalls als befruchtet; eine Anzahl aus den Nestern gegrabener Tiere war jedoch unbefruchtet, weil sie eben noch nicht ausgeflogen waren.

Aber auch ganz abgesehen von diesen exakten Untersuchungen, wird jeder Bienensammler bestätigen können, daß an stillen, sonnigen Spätsommer- und Herbsttagen — manchmal noch im November — auf den Blüten von Centaurea, Hieracium und Leondoton stets zahlreiche vollkommen frische, nicht sammelnde ♀ der verschiedensten *Halictus*-Arten anzutreffen sind, welche

sich wie die Hummelweibchen eine kurze Weile in der warmen Herbstsonne tummeln, bevor sie sich zur Überwinterung verkriechen. Wenn Armbruster tatsächlich, wie er angibt, keine frischen ♀ mit spätem Flugdatum besitzt, so hat er offensichtlich zur fraglichen Zeit überhaupt nicht gesammelt; denn andernfalls hätten ihm diese jungen ♀ unbedingt auffallen müssen, da sie im Verein mit ihren mehr oder weniger abgeflogenen ♂ und den Hummeln beinahe die einzigen Bienen sind, welche im Herbst die Blüten beleben.

Nach Vorstehendem dürfte die Behauptung Armbruster's über das Vorkommen eines Generationswechsels zwischen einer sexuellen Herbst- und einer agamen Frühjahrsgeneration bei *Halictus* hinreichend widerlegt und die Richtigkeit der bisherigen Meinung über die Zusammengehörigkeit der Herbst- und Frühjahrstiere nachgewiesen sein.*)

Über die Zahl der bei *Halictus* vorkommenden Generationen sind die einzelnen Autoren verschiedener Ansicht. J. H. Fabre (1879/80, 1903) und Pérez (1895) berichten, daß bei einer Anzahl von *Halictus*-Arten aus den Eiern der F. W. zunächst im Sommer (Juni—Juli) eine zweite Generation hervorgehe, welche sodann ihrerseits die Herbstgeneration liefere, deren befruchtete ♀ überwintern, um erst im nächsten Frühjahr ihr Brutgeschäft zu erledigen. Friese (1891) und Blüthgen (1921) schließen sich dieser Ansicht an. Hingegen erwähnen einige andere neuere Autoren, insbes. der bekannte *Halictus*-Forscher J. D. Alfken (1913) zwar nichts über das Vorkommen einer besonderen Sommergeneration, bezeichnen aber die Herbstbrut als zweite Generation im Gegensatze zu den überwinterten F. W. (1. Generation). Dies ist natürlich unrichtig, da ja die F. W. identisch sind mit den H. W., sodaß also nach Ansicht dieser Autoren tatsächlich nur eine einzige Generation vorhanden wäre, die sich allerdings infolge der Überwinterung der ♀ über zwei Kalenderjahre erstreckt, wie es ausnahmsweise bei einigen Arten, z. B. *xanthopus*, tatsächlich vorkommt (s. u.); denn von zwei Genera-

*) Übrigens muß Armbruster selbst zugeben, daß bei *Hal. tetrazonius* Kl. — der einzigen Art, die er anscheinend selbst am Nest beobachtet hat — entgegen seiner Theorie die ♀ befruchtet überwintern, und es ist bezeichnend für seine Arbeitsmethode, daß er diese seine eigene richtige Beobachtung außer Acht läßt mit der einfachen Begründung, es handle sich um einen Ausnahmefall (!).

tionen kann in Wirklichkeit nur dann gesprochen werden, wenn im Laufe eines vollen Jahres (nicht Kalenderjahres!) zwei verschiedene, voneinander abstammende Bruten erscheinen (vergl. Escherich, 1914, p. 176.*)

Dies ist nun auch bei den meisten mitteleuropäischen *Halictus*-Arten der Fall. Einige Arten jedoch, nämlich *costulatus, nitidus* und *xanthopus,* vielleicht auch *leucozonius* und *tetrazonius,* besitzen nur eine einzige Generation, bei der beide Geschlechter im Sommer erscheinen, die ♀ nach der Paarung überwintern und im nächsten Frühjahr zum Brutgeschäft schreiten; wenigstens ist es mir nicht gelungen, im Sommer frische sammelnde ♀ dieser Arten aufzufinden, obwohl die Mehrzahl derselben gar nicht selten ist.**) Andererseits aber halte ich es mit J. Pérez (1895) sehr wohl für möglich, daß bei gewissen Arten mit auffallend langer ununterbrochener Flugzeit, z. B. bei *puncticollis, villosulus* und *morio,* sich zwischen die Sommer- und Herbstgeneration noch eine weitere Generation einschiebt, sodaß also im Laufe eines Jahres drei Generationen erscheinen würden; doch dürfte dies in unseren Breiten wohl nur in besonders günstigen Jahren mit warmem Spätsommer und Herbst vorkommen, in denen die ♀ der regelmäßigen Herbstgeneration, anstatt sich ins Winterversteck zu verkriechen, sofort mit der Bruttätigkeit beginnen. In dem außergewöhnlich warmen Herbst des Jahres 1917 fand ich noch am 18. Oktober zahlreiche völlig frische ♂ von *puncticollis* und *villosulus,* und zwar teilweise noch in den Brutzellen, am 2. November sogar noch drei lebende weiblichen Nymphen, wobei ich bemerke, daß in diesem Jahre die zweite Generation dieser beiden Arten bereits Anfang Juli in großer Anzahl flog; die Novembernymphen stammten daher sicherlich nicht von dieser Julibrut, sondern von einer Tochtergeneration derselben, die vermutlich Ende August zur Entwicklung gelangt war. Tatsächlich fand ich auch noch im September 1917 zahlreiche sammelnde *villosulus*-♀, ja sogar noch am 18. Oktober 1917 zwei sammelnde

*) Aus den gleichen Gründen ist es auch unrichtig, wenn v. Buttel-Reepen (1903), der die Überwinterung der H. W. und die Existenz einer besonderen Sommergeneration bei manchen *Halictus*-Arten anerkennt, drei Jahresgenerationen erwähnt, nämlich eine Frühjahrs-, Sommer- und Herbstgeneration, während es sich doch lediglich um zwei Generationen handelt, bei manchen Arten, z. B. *malachurus,* sogar nur um eine einzige Generation (s. u.).

**) Auch P. Blüthgen (1921) ist der Ansicht, daß *Halictus xanthopus* als einzige (?) der einheimischen Arten keine Sommerbrut habe.

puncticollis-♀. Im Süden werden wohl zahlreiche Arten regelmäßig in drei Generationen auftreten, wie aus den Beobachtungen von J. Pérez (1895) hervorgeht, der noch im Oktober sammelnde *villosulus*-♀ in großer Anzahl antraf. In nördlichen Breiten hingegen vermindert sich die Zahl der Generationen, indem die normale Sommergeneration infolge des späten Frühjahrseintrittes und des frühzeitigen Herbstes in Wegfall kommt, sodaß nur noch eine einzige Generation verbleibt, wie es anscheinend bereits in Nordwestdeutschland der Fall ist (s. u.).

Mögen nun die einzelnen Arten eine, zwei oder drei Generationen im Jahre hervorbringen, so verbleibt es doch bei der allgemeinen Regel, daß die ♂ der letzten oder einzigen Generation im Herbste absterben, während die von ihnen befruchteten ♀ überwintern und erst im nächsten Frühjahr mit dem Nestbau beginnen. Aber auch diese Regel erleidet einige bemerkenswerte Ausnahmen. Es gibt nämlich mehrere Arten, bei denen auch die ♂ der Herbstgeneration oder doch wenigstens ein Teil derselben überwintern, sodaß also im Frühjahr beide Geschlechter fliegen.

Hieher gehören:

1. *Hal. lineolatus* Lep. (nach Alfken, Zeitschr. Hym. Dipt. 1907, p. 65 = *pallens* Brullé): Diese südeuropäische, in Deutschland bisher nur bei Wiesbaden und Naumburg a. d. Saale gefundene Art fliegt regelmäßig in beiden Geschlechtern von März bis Mai, während eine Sommer-, bezw. Herbstgeneration überhaupt fehlt; sie verhält sich also genau wie die einbrütigen Frühjahrs-Andrenen, z. B. *varians* K. (Pérez, Frey-Gessner, Blüthgen).

2. *Hal. (Lucasius) clavipes* Dours: Gleichfalls eine südliche Art, die nach Alfken (1914) in zwei Generationen auftritt, von denen die erste bereits im März, die zweite aber im Mai und Juni fliegt, und zwar jede in beiden Geschlechtern; sie gleicht also den zweibrütigen Frühjahrs-Andrenen, z. B. *propinqua* Schck.

3. *Hal. obscuratus* Mor.: Friese (1891) fand die Männchen im April und Mai bei Weißenfels (Thür.), während Graeffe (1901) beide Geschlechter bei Triest nur im April fing. Nach freundlicher Mitteilung unseres verdienten *Halictus*-Forschers Blüthgen dürfte in beiden Fällen eine Verwechslung mit dem ähnlichen *Hal. lineolatus* vorliegen.

4. *Hal. soror* E. Saund.: Von dieser algerischen Art fliegen nach Alfken (1914) die ♂ im März und Juni, die ♀ im Februar,

Mai und Juni; anscheinend tritt sie also wie *clavipes* in zwei früh im Jahre fliegenden Generationen auf, während eine Herbstbrut fehlt.

5. *Hal. semitectus* Mor: Friese (1893) fand die ♂ bei Budapest im April, die ♀ im August; sie ist eine östliche Art, die in Deutschland bisher vereinzelt in Schlesien, Ost- und Westpreußen gefunden wurde.

6. *Hal. rufocinctus* Nyl.: Schletterer fand nach Graeffe (1901) bei Pola beide Geschlechter im Mai; in Mitteleuropa fliegen die F. W. dieser seltenen Art von März bis Mai, die aus beiden Geschlechtern bestehende Herbstbrut aber erst im September und Oktober.

7. *Hal. scabiosae* Rossi: Friese (1893) fand die ♂ bei Straßburg nur im August zusammen mit den ♀, in Ungarn dagegen auch im April und Mai, zu welcher Zeit nach anderen Autoren nur die überwinterten F. W. fliegen.

8. *Hal. leucozonius* Schrank: Nach Friese (1893) fliegen die ♂ dieser überall häufigen Art in Ungarn „auch noch im Frühjahr“, während sie bei uns von Ende Juli bis Oktober anzutreffen sind.

9. *Hal. interruptus* Pz.: Nach Cobelli (1903) fliegen in Südtirol die ♂ im März und April, die ♀ von April bis August Vielleicht liegt eine Verwechselung vor, nachdem Friese (1893) und Graeffe (1901) auch im Süden die ♂ dieser Art stets nur im Sommer fingen.

10. *Hal. nitidus* Schck. (nach Blüthgen [1918] = *pygmaeus* Schck.): Cobelli (1903) fand in Südtirol die ♂ von Mitte Mai bis Anfang September, die ♀ von Mitte Juni bis Mitte Juli; es erscheint jedoch sehr zweifelhaft, ob er die Art richtig erkannt hat, da sie erst in jüngster Zeit klar gestellt wurde und auch keinerlei sonstige Mitteilungen über eine abweichende Flugzeit derselben vorliegen.

11. *Hal. xanthopus* K.: Von dieser schönen Art fanden Pérez (1895) und Friese (1893) die ♂ häufig auch im Frühjahr, während sie in Deutschland stets nur im September und Oktober beobachtet wurden.

12. Schließlich fand Friese (1891) in Spanien und auf den Mittelmeerinseln im April die ♂ mehrerer kleinerer Arten aus der *morio*-Gruppe in Gesellschaft der ♀.

Zu diesen Ausnahmefällen ist Folgendes zu bemerken:

Friese (1891) und Pérez (1895) halten die im Frühjahr fliegenden Männchen von *xanthopus* und *morio* für überwinterte Herbsttiere. Diese Annahme ist zweifellos richtig und dürfte auch bei den meisten anderen Frühjahrsmännchen zutreffen, jedoch mit Ausnahme von *pallens (lineolatus)* und *clavipes*, vielleicht auch von *soror*, da diese Arten überhaupt keine Herbstgeneration besitzen, sondern sich in gleicher Weise wie die Frühjahrs-Andrenen entwickeln, also zwar als Imagines überwintern, aber erst im Frühjahr ihre Brutzellen verlassen. Wenn man bedenkt, daß die Bruttätigkeit vieler *Halictus*-Arten in günstigen Jahren bis in den Herbst hinein andauert, zumal im Süden, so dürfte es sehr wohl möglich sein, daß sich zuweilen mehr oder weniger zahlreiche ♂ so spät entwickeln, daß sie infolge Eintrittes der kühlen Jahreszeit nicht mehr ausfliegen oder doch nicht mehr zur Begattung gelangen können, da die ♀ nur bei warmer und sonniger Witterung ins Freie kommen. Infolgedessen bewahren diese verspäteten ♂ ihre Lebenskraft und überdauern, sei es in der Brutzelle oder in einem anderen günstigen Versteck, den milden Winter des Südens, während sie in unseren Breiten noch im Laufe des Herbstes ausnahmslos zu Grunde gehen. Besonders häufig werden natürlich die ♂ spätfliegender Arten überwintern, z. B. von *xanthopus* und *rufocinctus*, die meist erst im September erscheinen.

Übrigens überwintern auch abgeflogene Weibchen der Sommergeneration unter besonders günstigen Umständen zusammen mit den jungen Herbstweibchen und fliegen im Frühjahr zum zweiten Male, aber sicherlich ohne wieder zu bauen; vergl. Alfken, 1913, p. 37 *(rubicundus)*. Ich selbst fand am 7. November 1917 und am 10. November 1918 bei Erlangen mitten unter einer Anzahl junger *maculatus*-♀ im Winterversteck auch drei ganz abgeflogene Sommerweibchen, welche vermutlich gleichfalls den Winter überdauert hätten; ferner fing ich am 5. März 1920 bei Riedenburg ein völlig abgeriebenes *laticeps*-♀ mit ganz zerfetzten Flügelrändern, welches ohne Zweifel schon im vergangenen Sommer gebaut hatte; schließlich erbeutete auch mein Bruder am 27. April 1922 bei Erlangen ein stark abgeflogenes *rubicundus*-♀, das sicherlich gleichfalls noch zur Sommerbrut des letzten Jahres gehörte.*)

*) Sehr bemerkenswert ist, daß nach den Beobachtungen von Chr. Ferton

II. Die Parthenogenese bei *Halictus*.

Wenn nun auch das Vorkommen eines Generationswechsels im Sinne Armbrusters bei *Halictus* unbedingt zu verneinen ist, wie bereits oben dargelegt wurde, so gibt es doch bei mehreren, vielleicht sogar bei vielen Arten einen eigenartigen, bei solitären Bienen bisher noch nicht beobachteten Fortpflanzungsmodus auf parthenogenetischer Grundlage, welcher sogar noch viel bedeutungsvoller ist als der „*Halictus*-Typus" Armbrusters, da er uns den Weg zeigt zur Klärung der vielerörterten Frage der stammesgeschichtlichen Entstehung des Bienenstaates.

Schon J. H. Fabre (1879/80, 1903) berichtet, daß die Sommergeneration bei einigen *Halictus*-Arten, nämlich bei *scabiosae* Rossi*) und *calceatus* Scop. (= *cylindricus* F.) nur aus ♀ bestehe, so daß also die beiden Geschlechter der Herbstbrut sich aus den unbefruchteten Eiern dieser Sommerweibchen (S. W.), demnach auf parthenogenetischem Wege, entwickeln (Generationswechsel zwischen agamer und sexueller Generation wie bei Armbruster, jedoch mit dem Unterschiede, daß die agame Generation erst im Sommer erscheint und die F. W. zur sexuellen Herbstgeneration gehören). Er stützt sich hierbei darauf, daß er Anfang Juli bei systematischen Ausgrabungen an zwei großen Kolonieen von *calceatus* und *scabiosae* unter 250 *calceatus*-Individuen nur ein einziges ganz verkümmertes ♂, im Übrigen aber nur ♀ erhielt, von *scabiosae* aber überhaupt nur ♀. Friese (1891) und v. Buttel-Reepen (1903) schließen sich dieser Ansicht Fabre's an, während Pérez (1895) sie als durchaus falsch bekämpft; die neueren Autoren schweigen sich über diese Streitfrage völlig aus, mit Ausnahme von P. Blüthgen (1921), nach welchem sowohl bei der Sommer-, als auch bei der Herbstgeneration beide Geschlechter vorkommen und die ♀ der Sommergeneration sofort nach der Paarung zum Nestbau schreiten,

---

(1901) im Süden, z. B. auf Korsika, die ♂ gewisser Hummelarten (*xanthopus* Kriechb., *terrestris* L. u. a.) regelmäßig im Frühjahr auftreten, jedoch nicht als überwinterte, sondern als frisch entwickelte Tiere, da die Hummeln in jenen Gegenden auch während der Wintermonate mehr oder weniger tätig sind; sollte dies auch bei manchen südlichen *Halictus*-Arten vorkommen?

*) Fabre spricht zwar von *Hal. 6-cinctus* F. („Halicte à six bandes"), doch handelte es sich in Wirklichkeit um den sehr ähnlichen *Hal. scabiosae* Rossi (= *zebrus* Walck.), wie Pérez (1895) auf Grund der ihm von Fabre übermittelten Belegstücke feststellte.

woraus zu entnehmen ist, daß auch er die parthenogenetische Fortpflanzung der Sommergeneration verwirft.

Nach meinen Beobachtungen ist die Ansicht Fabre's richtig, aber nur soweit es sich um das Vorkommen der Parthenogenese bei den S. W. überhaupt handelt, während ich mich seinen weitergehenden Schlußfolgerungen über die Entwicklung der Herbstbrut auf parthenogenetischem Wege nur zum Teile anzuschließen vermag.

Bevor ich jedoch zur Darlegung und Begründung meiner eigenen Untersuchungsergebnisse übergehe, möchte ich die Einwendungen von Pérez gegen die jungfräuliche Zeugung bei *Halictus* näher würdigen.

Pérez bestreitet nämlich entschieden, daß die Sommergeneration nur aus ♀ bestehe, und bringt zum Nachweise seiner gegenteiligen Behauptung eine lange Liste von Arten, deren ♂ er bereits im Juli, zum Teile sogar schon im Juni gefangen hat; unter den Juni-♂ befinden sich auch *calceatus* und *scabiosae*. Pérez hält es für erwiesen, daß diese frühen ♂ zu den gleichzeitig fliegenden S. W. gehören und glaubt, daß Fabre seine Ausgrabungen lediglich zu spät vorgenommen hat, da Anfang Juli die ♂ bereits ihre Brutzellen verlassen haben, sodaß Fabre nur noch die etwas später ausschlüpfenden ♀ fand. Auch hat Pérez bereits im Juli die Begattung mehrerer Arten beobachtet, u. a. auch von *scabiosae*, diejenige von *calceatus* aber im August; schließlich untersuchte er auch im Juli verschiedene ♀ und stellte fest, daß sie befruchtet waren.

Was nun zunächst diese letzte, scheinbar beweiskräftigste Beobachtung von Pérez anlangt, so steht meines Erachtens keineswegs mit Sicherheit fest, daß Pérez tatsächlich S. W. vor sich hatte und nicht etwa alte befruchtete F. W., die häufig bis August am Leben bleiben, oder etwa auch junge, bereits ausgeflogene und befruchtete H. W.; denn bei manchen Arten kann man Ende Juli Frühjahrs-, Sommer- und Herbstweibchen gleichzeitig antreffen. Aber selbst wenn Pérez wirklich S. W. untersucht und als befruchtet befunden hätte — von der Möglichkeit eines Untersuchungsfehlers will ich ganz absehen —, so wäre es doch verfehlt, deswegen das Vorkommen einer parthenogenetischen Fortpflanzung der S. W. überhaupt zu verneinen. Die ganze Gattung *Halictus* befindet sich offenbar in rasch fortschreitender Entwicklung und besitzt daher kein einheitliches

biologisches Gepräge, wie sich aus den nachfolgenden Darlegungen, insbesondere aber auch aus den bereits geschilderten, verschiedenartigen Generationsverhältnissen ergibt; es ist daher auch keineswegs verwunderlich, daß bei manchen, vielleicht sogar bei vielen Arten die Sommergeneration noch aus beiden Geschlechtern besteht und sich in normaler Weise fortpflanzt, während bei anderen Arten die ♂ der Sommerbrut bereits verschwunden sind oder doch nur noch in geringer Zahl auftreten, sodaß die Fortpflanzung der S. W. dieser Arten ausschließlich oder doch vorwiegend durch Parthenogenese erfolgt;*) ja es wäre sogar möglich, daß bei einer bestimmten Art diese Entwicklung von der gamogenetischen zur parthenogenetischen Fortpflanzung der S. W. je nach der Gegend verschieden weit vorgeschritten ist, daß also an einem Orte noch die normale, an einem anderen Orte aber schon die parthenogenetische Fortpflanzungsweise besteht oder doch vorherrscht; eine derartige regionale Begrenzung der Parthenogenese findet sich bekanntlich bei dem Sackträgerschmetterling *Psyche helix* Sieb. (= *Apterona crenulella* Brd.), ferner bei der Blattwespe *Eriocampa ovata* L. und bei einigen Diplopoden (Tausendfüßlern), wobei allerdings zu beachten ist, daß bei diesen Tieren die Parthenogenese dort, wo sie vorkommt, die ausschließliche oder doch fast ausschließliche Fortpflanzungsweise und überdies auch anders geartet ist als bei *Halictus* (vergl. auch v. Buttel-Reepen, 1903, p. 29 und 1917, p. 5). Demgemäß kann die von Pérez festgestellte Befruchtung einiger im Juli gefangener Weibchen die Fabre'sche These nicht ernstlich erschüttern, ebensowenig die von Pérez im Juli und August beobachtete Begattung einiger *Halictus*-Arten, zumal ja keineswegs feststeht, daß die begatteten Weibchen tatsächlich S. W. und nicht etwa junge H. W. waren, was bei den August-♀ sogar mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen ist.

Vorsorglicher Weise möchte ich übrigens noch ausdrücklich betonen, daß ich im Vorstehenden nur die Möglichkeit einer örtlich begrenzten, parthenogenetischen Fortpflanzung der S. W.

---

*) Vollständige Sommergenerationen, bei denen Männchen und Weibchen in ungefähr gleichgroßer Zahl vorkommen, besitzen in Süddeutschland z. B. *puncticollis* Mor. und *villosulus* K.; hingegen treten bei *6-cinctus* F., *maculatus* Sm. und *pauxillus* Schck. (*immarginatus* Schck.) die Sommermännchen nur noch in mehr oder weniger verminderter Anzahl auf, während sie bei *malachurus* K. (*longulus* Sm.) schon ganz verschwunden sind. Näheres hierüber siehe unten!

mancher *Halictus*-Arten nachweisen wollte, während ich mich über die Wirkung dieser Parthenogenese erst später äußern werde.

Wenn Pérez schließlich die ♂ einer Reihe von Arten, insb. auch von *scabiosae* und *calceatus*, bereits im Juni und Juli fand, so dürfte dies für die Beurteilung der Frage, ob bei gewissen Arten Parthenogenese vorkommt, im Hinblick auf die vorstehenden Darlegungen ohne Bedeutung sein; dies umso mehr, als ich es nach meinen eigenen Beobachtungen bei anderen Arten, insb. bei *malachurus-longulus* und *pauxillus-immarginatus*, für ganz ausgeschlossen halte, daß Fabre die ♂ nur deswegen nicht fand, weil sie zur Zeit seiner Nachgrabungen bereits ausgeflogen waren; denn eine gewisse Anzahl von ♂ hätte Fabre unter der Masse von ♀ doch finden müssen, zumal erstere keineswegs gleichzeitig miteinander erscheinen, sondern sich vom Beginn ihrer Flugzeit an in ununterbrochener Folge während mehrerer Monate entwickeln, sodaß man sie stets auch in ihren Jugendstadien antrifft. Selbst wenn aber tatsächlich die ♂ zur Zeit der Nachgrabungen Fabres ihre Brutzellen bereits verlassen gehabt hätten, so würde sie doch ein so guter Beobachter wie Fabre auch im Freien niemals übersehen haben, da sie sich stets in mehr oder minder großer Anzahl an den Nistplätzen umhertreiben, um auf schlüpfende ♀ zu lauern; außerdem unterscheiden sich gerade die Männchen von *calceatus* und *scabiosae* durch Färbung und Habitus besonders auffallend von den Weibchen und können daher mit ihnen auch im Fluge gar nicht verwechselt werden; schließlich befand sich auch die von Fabre beobachtete *calceatus*-Kolonie unmittelbar vor seiner Haustür, sodaß er sie ständig beobachten konnte und etwa schwärmende ♂ unbedingt bemerkt haben würde. Da Fabre nun aber im Freien überhaupt keine ♂ beobachtete und auch bei seinen Nachgrabungen nur ein einziges Stück erhielt, so kann nicht daran gezweifelt werden, daß zur fraglichen Zeit — Anfang Juli — tatsächlich noch keine oder doch nur ganz vereinzelte ♂ vorhanden waren, sodaß also mindestens ein Teil der Juli-♀ sich auf parthenogenetischem Wege fortpflanzeu mußte.

Im Übrigen muß Pérez selbst zugeben, daß man im Sommer, also zur Flugzeit der Juligeneration, viel weniger ♂ findet als im Herbst, wobei er darauf hinweist, daß auch Walkenaer (1817) bei seinen gleichfalls im Juli durchgeführten Ausgrabungen an einer *calceatus*-Kolonie verhältnismäßig wenig ♂ fand, nämlich

nur ein Viertel der Gesamtzahl der erbeuteten Tiere. Pérez erklärt, daß ihm die Lösung dieses seltsamen Problemes nicht gelungen sei, obwohl er viel Zeit und Mühe darauf verwendet und die Veröffentlichung seiner Beobachtungen gerade deswegen immer wieder hinausgeschoben habe. Auch mir gelang es erst nach mehrjährigen, eingehenden Untersuchungen, eine befriedigende Erklärung dieser allmählichen Zunahme der ♂ während des Sommers zu finden, welche übrigens bei den einzelnen Arten nicht mit der gleichen Deutlichkeit in Erscheinung tritt, ja bei manchen Arten überhaupt nicht zu bemerken ist. (Näheres s. u.).

Wie bereits oben bemerkt, hat Fabre trotz der Einwendungen von Pérez im Allgemeinen Recht; denn es gibt tatsächlich eine Parthenogenese bei der Sommergeneration — richtiger gesagt, bei den Sommerweibchen — gewisser *Halictus*-Arten. Dagegen hat Fabre die näheren Umstände und die „Folgen" dieser Jungfernzeugung nicht genau erkannt, weshalb seine diesbezüglichen Angaben in mehrfacher Hinsicht der Ergänzung und Berichtigung bedürfen.

III. Die Biologie von *Halictus malachurus* K.

Leider war es mir nicht möglich, die beiden Fabre'schen Arten selbst zu beobachten, da ich merkwürdiger Weise trotz aller Bemühungen Nester des überall häufigen *calceatus* nicht finden konnte, während *scabiosae* bei uns überhaupt nicht vorkommt. Wohl aber hatte ich Gelegenheit, während einer Reihe von Jahren die Lebensweise und Entwicklung von *Halictus malachurus* K., einer mit *calceatus* sehr nahe verwandten Art, an mehreren sehr großen, zeitweise über 1000 Nestern starken Kolonien bei Erlangen und Riedenburg an der Altmühl zu studieren. Im Folgenden möge daher zunächst der Entwicklungsgang von *malachurus* im Kreislauf eines Jahres geschildert werden.

H. malachurus K. ist bei uns überall häufig und gehört zu den frühesten Arten, da die F. W. in günstigen Jahren bereits Mitte März zum Vorschein kommen; sie besuchen anfangs die Weidenkätzchen, später aber mit Vorliebe Taraxacum, Hieracium, Cichorium und sonstige Kompositen. Die Tiere nisten in ziemlich hartem Lehmboden, besonders in festgetretenen Feldwegen und an sonnigen Waldrändern, und zwar stets gesellig, meist in Gemeinschaft mit *maculatus* Sm., *pauxillus* Schck. und anderen *Halictus*-Arten.

An schönen warmen Frühlingstagen erscheinen an den Nistplätzen als erstes Zeichen des wiedererwachten Lebens die bekannten frischen Erdhäufchen, erst einzeln, dann rasch sich mehrend, sodaß an günstigen Örtlichkeiten die Erdoberfläche oft auf weite Strecken mit vielen Hunderten, ja sogar Tausenden dieser Miniatur-Maulwurfshügel wie übersät ist. Es ist sozusagen „Bauschutt", der bei der Säuberung der alten, vorjährigen Neströhren und Zellen oder beim Ausschachten etwaiger neuer Röhren und Zellen abfällt und von den im Innern des Mutterbaues überwinterten ♀ in unermüdlicher Tätigkeit durch die Neströhre ans Tageslicht befördert wird, wobei die Bienen die Erde mit dem Hinterleib, also rückwärtsgehend langsam nach oben zur Nestmündung schieben. Die alten Gänge und Zellen unterscheiden sich von frisch gegrabenen hauptsächlich durch die blassere Färbung ihrer Wände, weshalb man leicht feststellen kann, daß sie tatsächlich von den F. W. wieder benützt werden; dies ist ja auch wohl erklärlich, da sie lediglich von den im Laufe des Winters hineingerollten Erdteilchen gesäubert und hie und da etwas ausgebessert werden müssen, um wieder gebrauchsfähig zu werden; denn ihre Wände sind durch eine Art Speichel verkittet und gefestigt, die Zellen überdies auch, wie bereits Fabre mitteilt, mit einem vollständigen Wandüberzug versehen, welcher einem Goldschlägerhäutchen ähnlich ist und das Eindringen von Feuchtigkeit und die damit verbundene verderbliche Schimmelbildung verhindert (Näheres über den Nestbau s. u.).

Obwohl die ♀ gesellschaftlich im Mutterbau überwintern, wie ich weiter unten noch darlegen werde, findet man doch im Frühjahr regelmäßig nur ein einziges ♀ im Nest; manchmal benützen aber auch zwei, selten hingegen drei ♀ den gleichen Nestgang. Nach meiner Meinung verlassen die ♀ im Frühjahr teilweise den Mutterbau oder werden vielleicht auch von den stärkeren Geschwistern daraus verdrängt und suchen sich alsdann eine neue Heimstätte, indem sie einen der stets zahlreich vorhandenen unbewohnten Nestgänge in Besitz nehmen. Man kann daher auch vor Beginn der eigentlichen Bauzeit — Mitte April — häufig beobachten, daß einzelne ♀ unstet suchend am Nistplatz umherfliegen, bald in dieses und bald in jenes Nest zu kriechen versuchen, aber stets von den Insassen zurückgewiesen werden, bis sie endlich in einem noch unbewohnten Gang verschwinden. Übrigens werden auch späterhin noch, wenn die

Tiere bereits Pollen eintragen, heimkehrende ♀ manchmal von etwaigen Mitbewohnern ihres Nestes abgewiesen, indem diese entweder den Eingang von innen her durch Erde verrammeln oder auch selbst dem Ankömmling entgegen treten, sodaß dieser sich oft stundenlang abmühen muß und mit seiner Gegnerin sogar „handgemein“ wird, ehe er schließlich doch ins Nest gelangt. Hieraus folgt, daß diese gemeinsam hausenden F. W. in einem mehr oder weniger gespannten Verhältnis leben und sich gegenseitig aus dem Neste zu verdrängen suchen, im scharfen Gegensatz zu dem *friedlichen* Gemeinschaftsleben der S. W., welches wir später noch kennen lernen werden.

Nun fragt es sich noch, ob diese gesellig lebenden F. W. ihre Brutzellen unmittelbar am Hauptgang oder etwa an getrennten, vom Hauptgang abzweigenden Seitengängen anlegen, sodaß also die Neströhre nur als gemeinschaftlicher Zugang zu mehreren gesonderten Nestanlagen dienen würde. Nach meinen Beobachtungen trifft der erste Fall zu; denn ich habe bei zahlreichen Ausgrabungen von Frühjahrsbauten niemals irgendwelche Seitengänge mit Zellen entdeckt, sondern stets sämtliche Zellen am Hauptgang selbst gefunden; immerhin wäre es aber möglich, daß manchmal auch Seitengänge vorkommen, wenn nämlich der Boden von zahlreichen Nestgängen durchlöchert ist, die sich zuweilen kreuzen und mit einander in Verbindung stehen; doch sind dies zweifellos nur Ausnahmefälle, während in der Regel die ♀ ihre Zellen gemeinschaftlich am Hauptgang anlegen. Wohl aber dürfte jedes ♀ nur bestimmte Zellen bauen und versorgen und sich um die von den anderen ♀ errichteten Zellen nicht kümmern, im Gegensatz zu den S. W., die vermutlich auch die Zellen gemeinschaftlich anlegen und versorgen.*)

Wenn wir nun die Natur einer derartigen Vergesellschaftung von F. W. ins Auge fassen, so müssen wir einerseits beachten, daß es sich um Kinder derselben Mutter handelt — denn daß sich auch nichtverwandte Tiere in dieser Weise zusammenfinden,

*) Fabre (1879/80) beobachtete, daß bei *Hal. calceatus* Scop. gleichfalls mehrere (bis zu sechs) Frühjahrsweibchen den gleichen Nestgang benützen, aber ihre Zellgruppen getrennt von einander an besonderen, vom Hauptgange abzweigenden Seitengängen anlegen; er führt diese Nestgemeinschaft der F. W. auf ihre gemeinsame Überwinterung im Mutterbau zurück, u. zw. sicherlich mit Recht.

halte ich für ausgeschlossen, und zwar schon deshalb, weil die Vergesellschaftung lediglich auf der gemeinschaftlichen Überwinterung im Mutterbau beruht, an welcher fremde, d. h. nicht im gleichen Nest erzeugte Tiere sicherlich nicht beteiligt sind —, andererseits aber, daß dieses Zusammenleben mehrerer ♀ trotz ihrer Rivalität für sie in mannigfacher Hinsicht von Vorteil ist, insbesondere dadurch, daß durch die ständige oder fast ständige Anwesenheit eines ♀ im Neste das Eindringen von Feinden und Schmarotzern *(Sphecodes!)* bedeutend erschwert ist; auch die Reinigung und Instandhaltung des Nestganges ist sicherlich eine gemeinsame Angelegenheit sämtlicher Nestinsassen.

Demgemäß erscheint die fragliche Frühjahrsgesellschaft der *malachurus*-♀ nicht bloß als eine unwesentliche (akzidentielle) Vereinigung, sondern als eine wirkliche (essentielle) Gesellschaft, als ein „*Sympädium*" (Kinderfamilie) im Sinne Deegeners, welches mit dem Erscheinen der Larven in ein primäres „*Polygynopädium*"(Mutterfamilie mit Kindern und Kindeskindern) übergeht, bei dem die Stammutter fehlt, da sie ja bereits im Sommer des vorhergehenden Jahres verendete. Ahnliche Verhältnisse bestehen anscheinend bei gewissen afrikanischen Arten der Faltenwespengattung *Synagris* (vgl. P. Deegener, Formen der Vergesellschaftung, S. 162).

(Fortsetzung folgt.)